

- KRÖLLING, O. (1927): Entwicklung, Bau und biologische Bedeutung der Analbeuteldrüsen bei der Hauskatze. *Z. Anat. Entwickl.* **82**, 22–69.
- MONTAGNA, W.; PARKS, H. F. (1948): A histochemical study of the glands of the anal sac of the dog. *Anat. Rec.* **100**, 297–315.
- ORTMANN, (1960): Die Analregion der Säugetiere. In: *Handbuch der Zoologie*. Ed. by J.-G. HELMCKE, H. v. LENGERKEN, D. STARCK, H. WERMUTH. Berlin: De Gruyter. Vol. **8**, 1–68.
- POCOCK, R. J. (1915): On the Feet and Glands and other External Characters of the Paradoxurine Genera *Paradoxurus*, *Arctictis*, *Arctogalidia* and *Nandinia*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 387–412.
- (1915): On the Feet and Glands and other External Characters of the Viverrinae, with the description of a new Genus. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 131–149.
- (1916): On the external characters of the mongoose (Mungotidae). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 349–374.
- SCHAFFER, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Berlin und Wien: Urban & Schwarzenberg.
- SISSON, J. K.; FAHRENBACH, W. H. (1967): Fine structure of the steroidogenic cells of a primate cutaneous organ. *Am. J. Anat.* **121**, 337–368.
- YAMADA, E. (1962): Some observations on the fine structure of the interstitial cell in the human testis. In: *Fifth International Congress for Electron Microscopy*. Ed. by S. S. BREESE. New York: Academic Press. Vol. 2.

Authors' addresses: Prof. Dr. F. I. B. KAYANJA, Department of Veterinary Anatomy and Histology, Makerere University, Box 7062, Kampala, Uganda; Prof. Dr. H. SCHLIEMANN, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

Einige Beobachtungen zum Paarungs- und Lautgebungsverhalten von Irbissen (*Uncia uncia*) im Zoologischen Garten¹

Von I. RIEGER und G. PETERS

Aus dem Zoologischen Garten Zürich und dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Arbeitsgruppe Wuppertal

Eingang des Ms. 24. 1. 1980

Abstract

*Observations on the mating and vocal behaviour of snow leopards (*Uncia uncia*) in zoological gardens*

Studied the mating and vocal behaviour of snow leopards (*Uncia uncia*) in captivity. Copulations were monitored by 12h continuous tape recording when direct observation was not possible. This method was adequate because male snow leopards produce a typical high intensity call at the end of each copulation. Copulations occur in bouts interspersed by phases of variable duration with little or no copulatory activity.

The vocal repertoire of snow leopards during mating behaviour was analyzed spectrographically.

Einleitung

Das Paarungsverhalten der Feliden ist bei allen bisher untersuchten Arten dieser Familie in seinem Ablauf ziemlich einheitlich (LEYHAUSEN 1979). Die Paarungen ziehen sich über mehrere Tage hin; die Tiere kopulieren viele Male. Bisweilen läßt sich ein ♀ auch während einer Hitzeperiode von mehreren ♂♂ begatten.

¹ Über einen Teil der Ergebnisse wurde auf der 53. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Zürich, 24.–28. 9. 1979, berichtet.

Verschiedene Autoren haben Zahlen zur Häufigkeit der Begattungen bei Löwen (KÜHME 1966; SCHALLER 1972; ELOFF 1973; RUDNAI 1973; EATON 1974), Tigern (SANKHALA 1967, 1978; KLEIMAN 1974) sowie einigen anderen *Panthera*-Arten veröffentlicht (u. a. FREEMAN 1975; LANIER und DEWSBURY 1976; EATON 1977, 1978; KOIVISTO et al. 1977; SCHALLER 1977; WITT 1978). Die Angaben zur Kopulationshäufigkeit (Kopulationen pro Tag bzw. pro Stunde) basieren für die meisten Arten auf stichprobenartigen Beobachtungen, von denen aus dann auf die gesamte Paarungszeit extrapoliert wurde. Ziel dieser Untersuchung ist es, die genaue zeitliche Verteilung der Kopulationen während der Paarungsperiode sowie für den Paarungsverlauf typische Lautäußerungen des Irbis zu erfassen.

Material und Methode

Nachfolgend stellen wir anhand einiger Beobachtungen zum Paarungsverhalten des Irbis (*Uncia uncia*) eine Methode vor, die es ohne größeren technischen Aufwand und ohne dauernde Anwesenheit eines Beobachters erlaubt, Deckakte von Feliden unter Zoobedingungen fortlaufend über einen längeren Zeitraum hin mit relativ großer Genauigkeit zu erfassen. Das Verfahren beruht darauf, daß ♂♂ und/oder ♀♀ vieler Arten dieser Familie die Begattung mit typischen Lautäußerungen begleiten (PETERS 1978). So äußert das Irbis-♂ gegen Ende des Deckaktes einen für diese Art charakteristischen, lautstarken Ruf.

Da die Immissio penis im dichten Fell der Irbisse nicht zu sehen ist und auch Friktionsbewegungen bisweilen kaum zu beobachten sind, sehen wir den abschließenden Paarungsschrei des ♂ als Kriterium einer vollendeten Kopulation an. Vorzeitig abgebrochene Deckakte ohne Paarungsschrei sind außerdem durch heftige Abwehrreaktionen des ♀ gegenüber dem ♂ gekennzeichnet. Eine kontinuierliche Tonbandaufzeichnung ermöglicht es so, Zahl und Zeitpunkt aller Deckakte zu registrieren.

Für die vorliegende Untersuchung wurden Beobachtungen an den Irbissen des Zoologischen Gartens Zürich ausgewertet. Zum Zeitpunkt der Beobachtungen lebten in Zürich 1,2 adulte Irbisse zusammen. Das Verhalten dieser drei Tiere und deren 1977 geborener Nachkommen wurde drei Jahre lang eingehend untersucht. Über die Haltung der Irbisse im Züricher Zoo berichtete WEILENMANN (1978).

Tabella 1

Irbisse (*Uncia uncia*) im Zoologischen Garten Zürich, deren Paarungsverhalten für diese Untersuchung ausgewertet wurde

Geschlecht	Name	geb.	Herkunft
♂	Walo	2.5.72	Zoo Helsinki, 1. Zoogeneration, Handaufzucht
♀	Andra	1971 oder früher	UdSSR, Wildfang
♀	Arga	1973	UdSSR, Wildfang

Als Kontrollgerät für die Lautaufzeichnung diente ein Tonbandgerät UHER Royal de Luxe mit Netzanschluß. Mit einem Triple-Tonband AGFA Pe 66 (18 cm Spule) erlaubt diese Ausrüstung bei einer Aufzeichnungsgeschwindigkeit von 2,4 cm/s eine kontinuierliche Aufnahmedauer von 12 Stunden. Ein Mikrophon SENNHEISER MD 421 N (Einstellung, M') war auf dem Stativ so am Irbis-Gehege angebracht, daß bei der am Tonbandgerät eingestellten Aussteuerung alle Geräusche im Gehege über einer relativ geringen Intensität aufgezeichnet wurden. Zur Auswertung wurden die Kontrollbänder mit der 8-fachen Geschwindigkeit (19 cm/s) abgehört. Auch bei dieser Abspielgeschwindigkeit ließ sich der typische Laut des ♂ in den meisten Fällen einwandfrei identifizieren. In Zweifelsfällen wurde der entsprechende Bandabschnitt mit der Originalgeschwindigkeit abgehört. Auf diese Weise ermittelten wir die Gesamtzahl der Kopulationen während des Kontrollzeitraums sowie ihre zeitliche Verteilung darin.

Die lautspektrographisch ausgewerteten Tonbandaufnahmen wurden mit den Mikrofontypen SENNHEISER MD 421 N und MD 421-2 auf einem netzunabhängigen Tonbandgerät UHER Report 4200 Stereo einspurig mono mit 19 cm/s aufgezeichnet. Das Vorgehen bei Lautaufzeichnung und lautspektrographischer Auswertung hat PETERS (1978) beschrieben.

Ergebnisse

Paarungsverhalten

Im folgenden stellen wir das Paarungsverhalten der im Zoologischen Garten Zürich gehaltenen Irbisse dar und vergleichen es mit dem wenigen, das in der Literatur von anderen im Zoo lebenden Individuen beschrieben wurde. Freilandbeobachtungen hierzu gibt es nicht.

Das Paarungsverhalten läßt sich unterteilen in 1. die einleitende Phase, 2. die Begattung und 3. die nachfolgende Trennung der beiden Partner und die sich unmittelbar anschließenden Verhaltensweisen des ♂ und des ♀.

Paarungsinitiative

Es ist häufig schwierig festzustellen, welches von zwei oder mehreren Individuen es war, das einen bestimmten Verhaltensaustausch eingeleitet bzw. ausgelöst hat. Der menschliche Beobachter kann gar nicht alle gegenwärtigen wie vergangenen Faktoren erfassen, die zu dem beobachteten Verhaltensablauf führten.

Für die Zwecke dieser Untersuchung haben wir ‚Initiative‘ wie folgt definiert: Mindestens 15 s müssen verstrichen sein, seit die Partner positiv aufeinander Bezug nahmen; das erste Tier, das danach ein anderes ‚begrüßte‘ (mit Köpfcengeben, Präsentieren, Analfeldschnuppern), war der ‚Initiator‘, wenn das Verhalten ohne Pause zur weiteren Werbung (u. a. Belegen des Fells des Partners) und schließlich zur Begattung führte. Tabelle 2 faßt einige Angaben zu bisher in Zoos beobachteten Irbis-Paarungen und eigene Beobachtungen an den Tieren des Zürcher Zoos zusammen. Von 59 beobachteten Kopulationen ging in 27 Fällen die Initiative vom ♀, in 23 Fällen vom ♂ aus; bei 9 Deckakten war es nicht möglich, einem der beiden Partner eindeutig die Initiative zuzuschreiben. Hierbei bestehen zwischen den verschiedenen beobachteten Irbis-Paaren deutliche Unterschiede: bei einigen waren die ♀♀ eifriger als die ♂♂, bei anderen umgekehrt.

Von anderen Felidenarten ist bekannt, daß die Paarungsinitiative im Verlauf des Östrus von einem auf den anderen Partner übergehen kann (LEYHAUSEN 1979), entsprechende Beobachtungen liegen für den Irbis allerdings bisher noch nicht vor. Dennoch könnte es sein,



Abb. 1. Irbis-Kopulation, fotografiert zum Zeitpunkt, in dem das ♂ den Paarungsschrei äußert. (Zoologischer Garten Zürich, 7. 1. 1977; ♂ Walo, ♀ Andra)

daß die in Tabelle 2 ersichtlichen Unterschiede in der Paarungsinitiative zwischen den verschiedenen Irbispaaren mit dadurch bedingt sind, daß die Beobachtungen zu verschiedenen Zeitpunkten im Verlauf der Paarungsperiode erfolgten.

Bei allen bisher untersuchten Irbispaaren unterscheiden sich ♀♀ und ♂♂ in den Verhaltensweisen, mit denen sie den Partner zur Paarung auffordern. Während ♂♂ zur Paarungsaufforderung vorwiegend das Fell der ♀♀ belecken, fordern ♀♀ die Kater bevorzugt mit Köpfcengeben, Präsentieren und Prusten zur Paarung auf. Der Partner reagiert auf diese Initiative mit ähnlichen Verhaltensweisen, antwortet also ebenso mit Köpfcengeben, Felllecken oder Prusten. Häufig kommt es jedoch nicht zu einer längeren Phase derartigen Kontaktverhaltens, sondern das Irbis-♀ sucht nach den ersten dieser Verhaltenselemente zwischen ihm und dem ♂ einen für die Kopulation geeigneten Ort im Gehege auf. Die Zürcher Irbisse kopulierten nicht an jeder beliebigen Stelle in ihrem Gehege, sondern taten dies nur an wenigstens 2 m² großen horizontalen Stellen. In einigen Fällen, wo keinem der beiden Partner die Paarungsinitiative eindeutig zugeschrieben werden konnte, suchte das ♀ gezielt eine solche Stelle auf, und das ♂, welches sich in seiner Nähe aufhielt und es ständig beobachtete, folgte ihm dann sofort dorthin. Das ♂ versuchte manchmal schon aufzureiten, während das ♀ noch auf die Stelle zuing. Dabei legte das ♂ wiederholt eine Vorderpfote auf den Rücken des ♀; dieses Verhalten ist wohl als Intention zum Aufreiten zu deuten oder als Versuch des ♂, das ♀ in die Kopulationshaltung niederzudrücken (LEYHAUSEN 1979).

Kopulation

An einem solchen ‚Deckplatz‘ angelangt, nahm das ♀ die Begattungshaltung ein. Das ♂ überstieg das ♀ unmittelbar, nachdem es diese Haltung eingenommen hatte, und begann zu kopulieren. Die Begattungshaltung der Irbisse (Abb. 1) entspricht derjenigen der anderen Feliden (LEYHAUSEN 1979). ♀♀ in den Zoos von St. Louis und Seattle kopulierten wiederholt in Rückenlage (FRUEH 1968; FREEMAN 1975; WITT 1978); ähnliche abweichende Kopulationsstellungen sind aber auch von anderen Arten bekannt (LEYHAUSEN 1979).

Tabelle 2

Vergleich einiger Parameter des Irbis-Paarungsverhaltens

Beobachtungen aus dem Woodland Park Zoo, Seattle (FREEMAN 1975; WITT 1978), Rare Feline Breeding Center, Center Hill (LANIER und DEWSBURY 1976), Bronx Zoo, New York (SCHALLER 1977) und Zoologischer Garten Zürich (eigene Beobachtungen)

Ort Individuen	Datum	Anzahl beob- achteter Kopulationen	Beob. Dauer (h)	Deck- frequenz (n pro h)	Kopulations- dauer (s)	Initiative	
						♂	♀
Seattle							
♂ Nicholas – ♀ Alexandra	3.2.77 8.2.77	8		1.8		6	2
Center Hill		10	1.93 ¹	5.2 ¹	12.9	10	–
Bronx		22	2.33	9.4		4	18
Zürich							
♂ Walo – ♀ Andra	7.1.77	12	2.25	5.3	14.6	2	4
♂ Walo – ♀ Arga	26.1.78	7	1.5	4.7	12.8	1	3
Total		59	8.01	6.4	13.4	23	27

¹Umgerechnet aus mittlerem Paarungsabstand.

Eine Kopulation bei den Zürcher Irbissen dauerte im Mittel zwischen 12 und 15 s (Tab. 2). Diese Messungen beziehen sich jedoch nur auf während des Tages beobachtete Deckakte. Während der Deckakte traten außer den Kopulationshandlungen folgende Verhaltenselemente obligatorisch bzw. fakultativ auf: 1. Bei jeder Irbisbegattung äußerte das ♂ den charakteristischen Paarungsschrei; Deckakte ohne abschließenden Paarungsschrei sehen wir als nicht komplett an, da diese Lautäußerung nach Beobachtungen an anderen Felidenarten (PETERS 1978) wahrscheinlich im Moment der Ejakulation erfolgt. 2. Das Irbis-♂ führte nicht bei jeder Kopulation den Paarungsbiß (Nackenbiß, ANTONIUS 1939) aus.

ANTONIUS (1943) und HEDIGER (1965) sehen im Zeitpunkt des Ansetzens des Paarungsbisses ein taxonomisch zu verwertendes Merkmal. Nach ihren Beobachtungen fassen Kleinkatzen-♂♂ schon vor oder gleich zu Beginn des Deckaktes mit ihren Zähnen in das Nackenfell des ♀, während Großkatzen-♂♂ dies erst gegen Ende der Kopulation tun. Hier ist aber zu berücksichtigen, daß sowohl das Auftreten des Nackenbisses überhaupt als auch der Zeitpunkt des Ansetzens im Verlauf der Kopulation Einflüssen unterliegen, die teilweise unabhängig von der verwandtschaftlichen Stellung einer Art sind; auch Irbisse zeigen dabei eine erhebliche Varianz. Eine entscheidende Rolle spielen hier u. a. die Vertrautheit der Partner und die Begattungsbereitschaft des ♀.

Verhalten nach der Kopulation

Nach den Literaturangaben können sich sowohl Feliden-♀♀ wie -♂♂ im Anschluß an eine Begattung unterschiedlich verhalten. Oft wirft das ♀ sich gegen das ♂ herum und schlägt mit den Vorderpfoten grollend und fauchend nach ihm; das ♂ springt zurück oder wehrt den Angriff des ♀ schwach ab; dann rollt sich das ♀ oder beleckt seine Genitalregion. Alle diese Verhaltenselemente sind auch vom Irbis bekannt.

Beide ♀♀ brachen vereinzelt Deckakte vorzeitig ab, indem sie sich gegen das ♂ umwandten, es anknurrten und mit der Vorderpfote nach ihm schlugen. Nur im Anschluß an wenige Begattungen beleckten die beiden Zürcher Irbis-♀♀ ihre Genitalregion und dann auch erst einige Zeit danach, nicht gleich anschließend.

Zum Verhalten von Irbis-♂♂ nach dem Deckakt sind bisher keine Angaben veröffentlicht. Bei ♂ Walo in Zürich fiel auf, daß es innerhalb einer Minute nach dem Ende des Deckaktes in 4 von 12 Kopulationen mit ♀ Andra und 3 von 7 Kopulationen mit ♀ Arga Hinterpfotenauswischen (LEYHAUSEN 1979), eine Form des Markierens mit Urin, zeigte. Auffällig war dabei, daß die beiden ♀♀ genau in diesen Fällen auch anschließend an den Deckakt rollten, ohne daß allerdings eine zeitliche Beziehung zwischen diesen Verhaltensweisen der beiden Partner bestand. Das ♀ konnte also vor oder nach dem Markieren des ♂ rollen. Es war auch nicht festzustellen, daß die Tiere den Partner bei seinem Verhalten beobachteten. Weitere Beobachtungen an Irbissen müssen klären helfen, ob es sich bei dieser Kombination von Verhaltenselementen beider Partner um einen Zufall handelt.

Paarungshäufigkeit

Die Häufigkeit der Deckakte, die mit Hilfe der Tonbandüberwachung bestimmt wurde, ist in Abb. 2 dargestellt. Nach den Tagesrapporten der Wärter des Zürcher Zoos fanden Kopulationen zwischen ♂ Walo und ♀ Andra (Abb. 2a) zwischen dem 2. 2. und 4. 2. 1979 und zusätzlich noch am 7. 2. 1979 statt. Der Östrus des zweiten ♀ Arga setzte eine Woche später ein, am 9. 2. 1979. In ihren Tagesrapporten notierten die Wärter die letzten Deckakte am 11. 2. 1979. Die Tonbandkontrolle zeigt jedoch (Abb. 2b), daß Kopulationen noch in der Nacht vom 12. auf den 13. 2. 1979 stattfanden. Die Tonbandüberwachung und die Wärterrapporte deuten darauf hin, daß die Kopulationshäufigkeit zu Beginn des Östrus höher als gegen sein Ende war, denn während der ersten Östrustage konnten Begattungen auch tagsüber während der Öffnungszeiten des Zoos (8.00–17.00 h) beobachtet werden; dagegen ko-

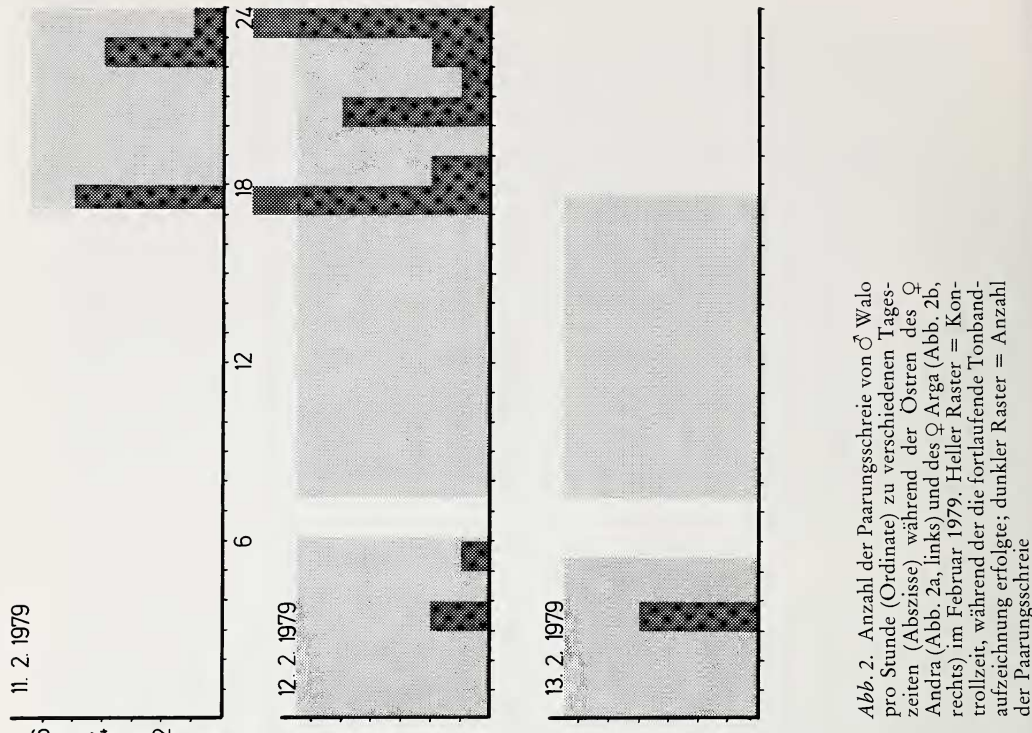
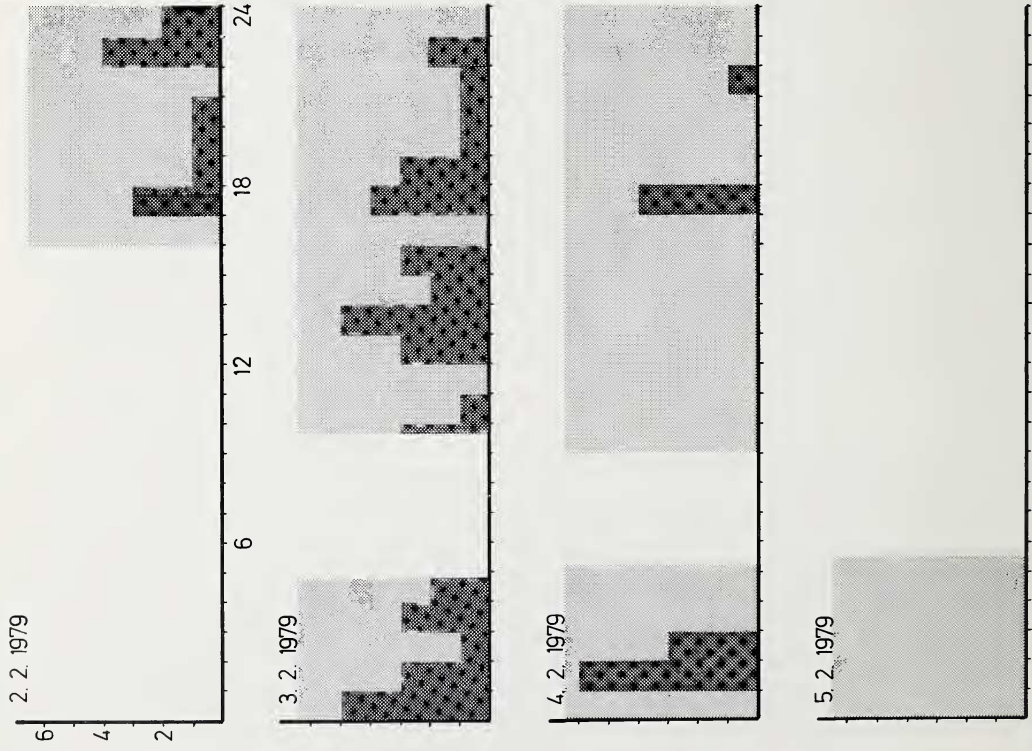


Abb. 2. Anzahl der Paarungsschreie von ♂ Walo pro Stunde (Ordinate) zu verschiedenen Tageszeiten (Abszisse) während der Östren des ♀ Andra (Abb. 2a, links) und des ♀ Arga (Abb. 2b, rechts) im Februar 1979. Heller Raster = Kontrollzeit, während der die fortlaufende Tonbandaufzeichnung erfolgte; dunkler Raster = Anzahl der Paarungsschreie

pulierten beide ♀♀ am letzten Tag ihres Östrus nur noch außerhalb der Zoo-Öffnungszeiten.

Abbildung 2 macht deutlich, daß es bei kürzeren Beobachtungszeiträumen zu recht erheblichen Fehlern führen kann, die Kopulationsfrequenz als Anzahl der Deckakte dividiert durch die Beobachtungszeit (Tab. 2) zu berechnen. Die gesamte in Abb. 2 erfaßte Beobachtungsdauer beträgt 5862 min (97,7 h); während dieser Zeit erfolgten 114 Deckakte. Demnach fanden im Mittel pro Stunde 1,17 Begattungen statt. Doch folgten sich die Deckakte keineswegs in einem mittleren Abstand von 51,4 min. Um die Abfolge der Deckakte genauer darzustellen, ist in Abb. 3 der zeitliche Abstand zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Kopulationen erfaßt. Insbesondere am Paarungsverhalten des ♀ Arga (Abb. 3b) wird deutlich, daß Phasen hoher Kopulationsaktivität mit solchen abwechseln, in denen sie gering ist oder ganz fehlt. Während der Phasen hoher Kopulationsaktivität können bis zu 10 Deckakte im Abstand von wenigen Minuten aufeinander folgen. Die Pausen zwischen derartigen Phasen sind von unterschiedlicher Dauer.

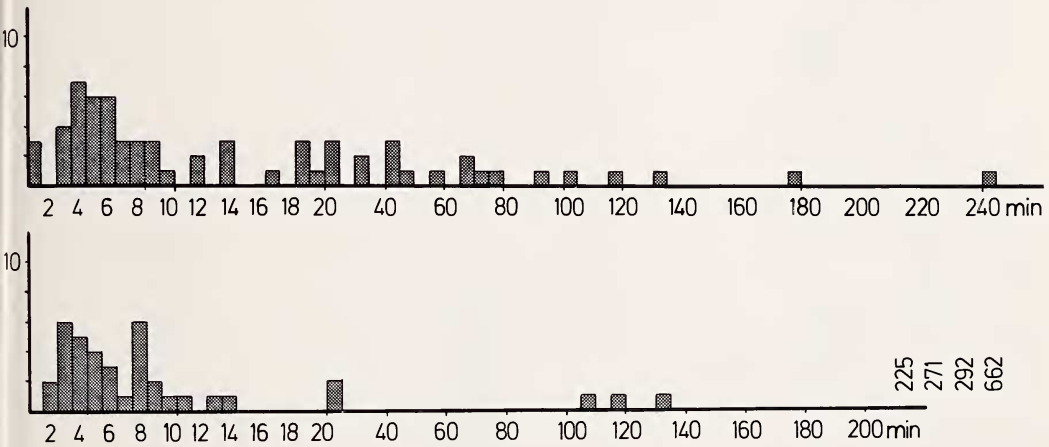


Abb. 3. Anzahl (Ordinate) und Dauer (Abszisse; in min) der Pausen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kopulationen während der Östren des ♀ Andra (Abb. 3a, oben) und des ♀ Arga (Abb. 3b, unten) im Februar 1979

Lautäußerungen im Verlauf der Paarung

Neben der Lautäußerung des ♂, die wir als charakteristisch für den Kopulationsverlauf beim Irbis bezeichneten, treten in diesem Verhaltenszusammenhang regelmäßig noch andere Lautformen auf, die allerdings nicht auf ihn beschränkt sind. Einige wesentliche Strukturmerkmale dieser Laute sind in Tab. 3 zusammengestellt.

Prusten

Das Prusten ist ein weich schnaubend klingender Laut geringer Lautstärke, der sich aus mehreren kurzen, geräuschhaften Einzellaustößen zusammensetzt. Außer beim Irbis kommt das Prusten beim Nebelparder (*Neofelis nebulosa*), Tiger (*Panthera tigris*) und Jaguar (*Panthera onca*) vor, andere Arten der Feliden bilden diesen Laut nicht aus. Das Prusten kann in verschiedenen Verhaltenszusammenhängen auftreten und hat allgemein beschwichtigende und beruhigende Funktion. Im Zusammenhang mit dem Paarungsverhalten kann es während aller drei von uns genannten Phasen vorkommen.

Tabelle 3

Struktureigenschaften der Lautformen im Paarungsverhalten des Irbis (*Uncia uncia*)

	Prusten	„Knurren“	Paarungsschrei
Lauterzeugung	k und n	k	k
Atemphase	ex	ex (und in)	ex
Lautstärke	g	g-m	m-h
Lautstärkenschwankungen	+	+	+
rhythm. Lautstärkenschwankungen	+	+	-
Anzahl der Einzelpulse	k: 4-8 n: 4-8	sehr viele	-
Anzahl der Einzelpulse pro s	k: 9.5-12 n: 10.5-13	40-70	-
Dauer der Einzelpulse [s]	k: 0.035 n: 0.037	0.01	-
Pausendauer zwischen Einzelpulsen [s]	k: 0.045 n: 0.035-0.07	0.01-0.02 /	-
Lautdauer [s]	0.4-0.7	mehrere	6.2-30.8
Frequenzbereich [kHz]	0.1-7	0.1-7	0.2-7
Hauptfrequenzanteile [kHz]	<5	<2	<3
Frequenzanteile max. Intensität [kHz]	0.2-0.4	<0.6	<1
Änderung d. Frequenzzusammensetzung i. d. Zeit	+	+	+
interne Tonhöhenänderungen	-	+	+
Frequenzverteilung	sp	sp	kl
Hauptformanten	-	-	1, 2, 3
Kopplung mit anderen Lautformen	+	+	-
Überlagerung mit Lautformen	-	+	-
Zeichenerklärung: ex = expirativ; g = gering; h = hoch; in = inspirativ; k = kehlig; kl = klangartig; m = mittel; n = nasal; sp = spektral; + = Merkmal ausgebildet; - = Merkmal nicht ausgebildet bzw. nicht anwendbar			

Das von uns im Zürcher Zoo beobachtete ♂ Walo prustete außerhalb der Paarungszeit überhaupt nur sehr selten, während des Östrus beider ♀♀ aber recht häufig vor und nach den Deckakten. Erwähnt sei auch, daß Walo die mit dem Prusten gekoppelte Aufwerfbewegung des Kopfes während der Paarungszeit viel betonter als sonst auf den Partner richtete. Die gleiche Bewegung beim Prusten ist vom Tiger und Nebelparder bekannt (PETERS 1978). Wahrscheinlich stellt dieses kurze Aufwerfen des Kopfes ein zusätzliches visuelles Signal dar, das die gleiche oder eine der Lautäußerung sehr ähnliche Funktion hat.

Im Lautspektrogramm ist deutlich, daß das Prusten sich aus zwei Sequenzen von Einzelaustößen, einer im basalen und einer im höheren Frequenzbereich, zusammensetzt (Abb. 6-9). Dieser Aufbau ist auch für die Prustlaute von Nebelparder, Tiger und Jaguar charakte-



Abb. 4



Abb. 5

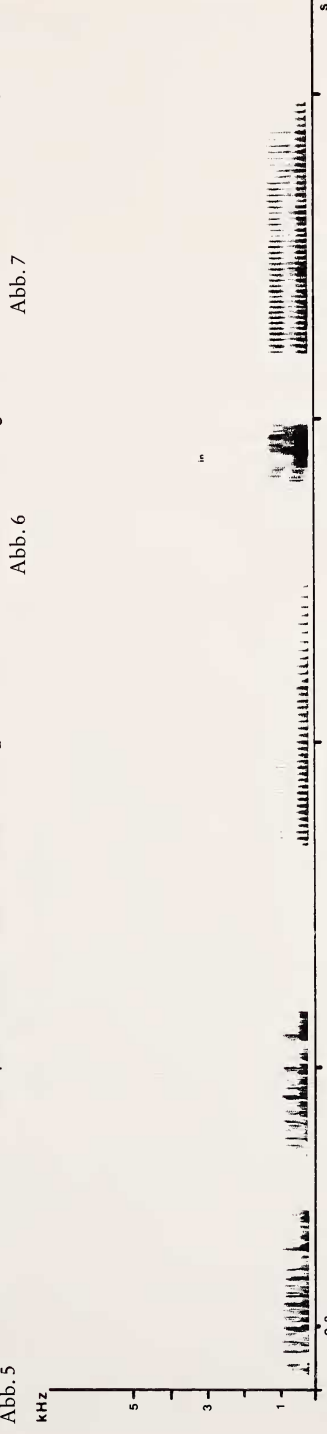


Abb. 6

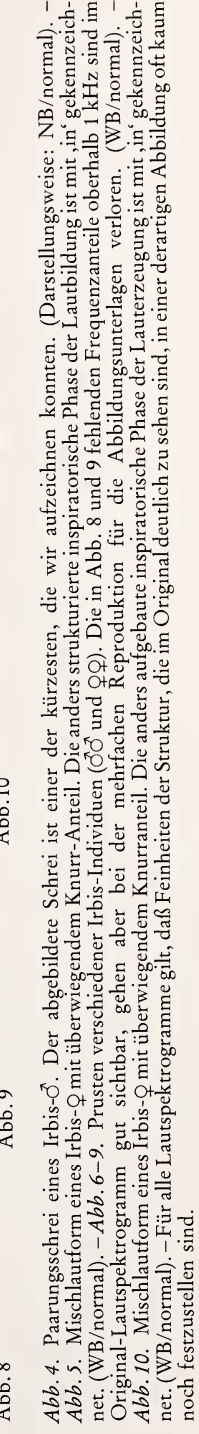


Abb. 7



Abb. 8

Abb. 9

Abb. 10

Abb. 4. Paarungsschrei eines Irbis-♂. Der abgebildete Schrei ist einer der kürzesten, die wir aufzeichnen konnten. (Darstellungsweise: NB/normal).
 Abb. 5. Mischlaufform eines Irbis-♀ mit überwiegendem Knurr-Anteil. Die anders strukturierte inspiratorische Phase der Lautbildung ist mit 'in' gekennzeichnet. (WB/normal). - Abb. 6-9. Prusten verschiedener Irbis-Individuen (♂♂ und ♀♀). Die in Abb. 8 und 9 fehlenden Frequenzanteile oberhalb 1 kHz sind im Original-Lautspektrogramm gut sichtbar, gehen aber bei der mehrfachen Reproduktion für die Abbildungsunterlagen verloren. (WB/normal).
 Abb. 10. Mischlaufform eines Irbis-♀ mit überwiegendem Knurranteil. Die anders aufgebaute inspiratorische Phase der Lauterzeugung ist mit 'in' gekennzeichnet. (WB/normal). - Für alle Lautspektrogramme gilt, daß Feinheiten der Struktur, die im Original deutlich zu sehen sind, in einer derartigen Abbildung oft kaum noch festzustellen sind.

ristisch, die beiden letztgenannten Arten weisen allerdings häufig typische Abweichungen davon auf (PETERS 1978). Die beiden Pulssequenzen sind zeitlich geringfügig gegeneinander versetzt, ein höherfrequent zusammengesetzter Einzellautstoß folgt einem basalen immer etwas nach. Während die oberen Pulse deutlich voneinander abgesetzt sind und die Pausen zwischen ihnen zum Lautende hin auch noch länger werden können, sind die basalen Pulse nicht so deutlich ausgebildet und meist in mehrere Einzelpulse unterschiedlicher Intensität und Dauer aufgespalten, so daß hier meist Paare oder Gruppen von Einzelpulsen vorhanden sind, die durch Phasen geringer oder gänzlich fehlender Lautbildung voneinander getrennt sind. Die Frequenzverteilung im Prusten ist rein geräuschhaft.

Knurren, Grollen und Fauchen

Die Lautäußerung der Irbis-♀♀ während des Deckaktes ist eine Mischform, die sich mit wechselnden relativen Anteilen aus Grollen, Knurren und Fauchen zusammensetzt. Auch anhand des Lautspektrogramms ist die strukturelle Identifizierung der einzelnen Komponenten aufgrund ihres rein geräuschhaften Aufbaus oft kaum gesichert möglich.

RESCHKE (1960) trennt Grollen und Knurren aufgrund ihres unterschiedlich deutlich ausgebildeten staccato-Charakters: Während das Grollen nach ihrer Auffassung starke rhythmische Amplitudenmodulationen aufweist, ist dieses Merkmal im Knurren nur schwach ausgebildet. Wir möchten die Trennung zwischen diesen beiden Lautformen anhand anderer Eigenschaften vornehmen. Das Knurren ist u. E. ein normalerweise über längere Zeit anhaltender Laut geringer bis mittlerer Lautstärke, der in seinem Charakter erheblich variieren kann. Neben nahezu rein klangartigen Ausbildungen mit gänzlich fehlender oder nur sehr schwacher rhythmischer Amplitudenmodulation bis zu rein geräuschhaften Formen mit voll ausgeprägter derartiger Amplitudenmodulation sind alle Übergangsformen wechselnden Aufbaus möglich. Das Knurren wird vorwiegend während der Ausatmung erzeugt, phasenweise kann aber auch während der Inspiration Lautbildung erfolgen; das Maul bleibt dabei weitgehend geschlossen. Das Grollen wird dagegen mit geöffnetem Maul während der expirativen Atemphase ausgebildet und ist von mittlerer bis hoher Lautstärke. Es ist ein stoßweise einzeln oder in Serien hervorgebrachter Laut sehr variablen Charakters und weist kaum regelmäßige Amplitudenmodulationen auf. Auch beim Grollen kann bisweilen während der Einatmung zwischen den expirativen Stoßlauten Lautbildung erfolgen.

Irbis-♀♀ beginnen oft schon mit dem Knurren (Abb. 5, 10) (diese Bezeichnung wird anschließend für die überwiegend ausgebildete Mischform benutzt, weil diese Lautform über den Großteil ihrer Dauer ihren Charakter bestimmt), wenn sie die Begattungsstellung einnehmen, noch bevor das ♂ sie übertritt und aufreitet. Allerdings ist nicht jeder Deckakt über seine gesamte Dauer von dieser Lautäußerung begleitet. Allgemein steigert sich ihre Intensität im Verlauf der Kopulation, sie kann gegen ihr Ende fast einen röhrenden Klang annehmen. In Abständen ist sie durch kurze Einatmungsphasen unterbrochen, in denen teilweise auch Lautbildung erfolgt. Vor allem bei hoher Intensität erzeugen die ♀♀ dann einen nahezu pfeifenden Inhalationston.

Die gleichen Lautäußerungen begleiten auch unvollständige Deckakte, die das ♀ vorzeitig beendet, indem es sich gegen das ♂ herumwirft und nach ihm schlägt, woraufhin das ♂ von ihm abläßt. Die Laute der ♀♀ während der Kopulation gehören zum Repertoire agonistischer Verhaltensweisen des Irbis und sind in diesem Zusammenhang kennzeichnend für aggressives Drohverhalten, das Fauchen stellt schon einen Übergang in defensives Drohen dar. Diese Lautäußerungen können auch nach dem Ende des Deckaktes noch andauern; das ♀ äußert sie dann zum abgestiegenen ♂ hin gewandt.

Im Lautspektrogramm sind aus- und einatmende Phasen der Lauterzeugung strukturell deutlich zu trennen (Abb. 5, 10), häufig holen die ♀♀ zwischen den lauthaften expirativen Phasen aber auch ohne Lautbildung Luft. Die expirativen Phasen setzen sich aus einzelnen sehr kurzen Lautpulsen zusammen, zwischen denen auch noch unterschiedlich intensive

Lautanteile ausgebildet sind. Die Irbis-♀♀ können das Knurren bzw. seine Mischformen mit anderen Lauttypen in der Ausatmung über mehrere Sekunden hin erzeugen, die einatmenden Phasen sind jeweils kürzer. Bei hoher Intensität der Lauterzeugung, bei der auch in den inspirativen Phasen Lautbildung erfolgt, sind diese durchweg kürzer als 1 s.

Die Frequenzverteilung ist in allen Phasen der Lauterzeugung überwiegend geräuschhaft, läßt aber stellenweise sowohl während der Einatmung als auch während der Ausatmung Ansätze klangartigen Aufbaus erkennen.

Paarungsschrei

Der Paarungsschrei des Irbis ist eindeutig durch den Verhaltenszusammenhang, in dem er auftritt, sowie seine Struktur gekennzeichnet. Es handelt sich um einen sehr lang gedehnten, hellen und klangartigen Schrei, der mehrfach in seiner Intensität und Klanghöhe an- und wieder abschwilt; zum Ende klingt er in einigen kürzeren, mauzartigen Rufen geringerer Lautstärke aus. Die Lautäußerung ist nicht ganz kontinuierlich, sondern zeigt einige kurze Unterbrechungen auch schon im lang gedehnten Anfangsteil (Abb. 4).

Von ♂♂ konnten wir diese Lautform bisher nur zum Abschluß vollendeter Deckakte beobachten. ♀♀ äußerten diesen Laut vereinzelt, wenn sie gegenüber einem anderen ♀ männliches Paarungsverhalten mit Aufreiten, Beckenstößen und Paarungsbiß zeigten; zum Ende einer solchen Sequenz erfolgte dann der Paarungsschrei. Bisweilen zeigten die ♀♀ auch nur einzelne Elemente dieses Verhaltens. Obgleich auch bei ♀♀ anderer Felidenarten männliches Paarungsverhalten beobachtet wurde (PRESCOTT 1970; EATON und VELANDER 1977; LEYHAUSEN 1979), ist bisher noch von keiner Art bekannt, daß ♀♀ auch den spezifischen männlichen Paarungslaut äußern, wenn eine derartige Lautform bei der betreffenden Art überhaupt vorkommt. Wie diese Lautäußerung beim Irbis-♀ zustandekommt, ist nicht klar.

Die lautspektrographische Auswertung des Paarungsschreis ist beeinträchtigt, weil sowohl ♂ als auch ♀ meistens gleichzeitig Laute äußern, die sich in ihrer Frequenzzusammensetzung überlappen. Die genaue strukturelle Kennzeichnung des Paarungsschreis von ♀♀ war uns bisher nicht möglich, da wir hiervon keine Tonbandaufnahmen besitzen.

Das Spektrogramm des männlichen Paarungsschreis (Abb. 4) zeigt einen weitgehend klanghaft aufgebauten Laut, in dem nur stellenweise Ansätze einer eher geräuschhaften Frequenzverteilung zu erkennen sind. Der Paarungsschrei wird expirativ erzeugt; in den kurzen Unterbrechungen der Lauterzeugung erfolgt vermutlich vereinzelt Einatmung, bei der normalerweise keine Lautbildung stattfindet. Angesichts der langen Dauer des Paarungsschreis und seiner großen Lautstärke ist es unwahrscheinlich, daß sehr lange Schreie während einer einzigen Expirationsphase ausgestoßen werden. Paarungslaute kürzer als 15 s können vielleicht innerhalb einer Ausatmungsphase gebildet werden, die einzelnen Lautabschnitte stellen dann einzelne Expirationsstöße dar; bei längeren Ausbildungen dürfte aber ziemlich sicher während einiger der kurzen Pausen der Lauterzeugung Einatmung erfolgen.

Seine größte Intensität erreicht der Paarungsschrei meist innerhalb der ersten Sekunde nach Lautbeginn; nur vereinzelt kommen Ausbildungen mit intensiverem Lautende vor. Allgemein nimmt die Intensität dieser Lautform nach mehrfachem An- und wieder Abschwellen zum Lautende hin ab. Diese Amplitudenmodulation ist von einer Frequenzmodulation begleitet, die als Veränderung der Tonhöhe im Verlauf des Paarungsschreis auch zu hören ist.

Diskussion

Wir möchten vorab noch einmal darauf hinweisen, daß diese Untersuchung auf den Beobachtungen an nur einem Irbis-♂ und zwei -♀♀ beruht. Weitere Untersuchungen an anderen Individuen mögen zu abweichenden Resultaten führen. Die Wahrscheinlichkeit ist aller-

dings gering, da die mehrjährigen Verhaltensbeobachtungen an den Irbissen des Zürcher Zoos mit den bisher publizierten Angaben zum Verhalten dieser Art in Einklang sind.

Während des Östrus von Irbis-♀♀, der zwischen 2 und 12 d dauern kann, sind die Deckakte nicht regelmäßig über die gesamte Paarungsperiode verteilt. 1. Irbisse kopulieren häufiger zu Beginn des Östrus als während der letzten Tage der Rolligkeit, 2. Begattungen finden häufiger nachts als tagsüber statt, und 3. Kopulationen treten blockweise auf, mehrere Deckakte folgen kurz nacheinander, dann folgt wieder eine längere Pause ohne oder mit nur geringer Begattungsaktivität.

Für andere Felidenarten gelten ähnliche Zusammenhänge. So paaren sich Tiger nach SANKHALA (1978) am häufigsten am 3. Tag der Rolligkeit, kopulieren allerdings tagsüber häufiger als nachts (KLEIMAN 1974; SANKHALA 1978). Die blockartige zeitliche Verteilung der Kopulationen mit längeren Zwischenphasen ohne Deckaktivität ist ebenfalls von anderen Arten bekannt (SANKHALA 1967; SCHALLER 1972; KLEIMAN 1974; EATON 1977; EATON und VELANDER 1977; KOIVISTO et al. 1977).

Die beobachtete zeitliche Verteilung der Kopulationen wird zusätzlich mit einiger Sicherheit auch durch die Vertrautheit der Tiere gegenüber Menschen und die Bedingungen ihrer Haltung beeinflusst. So paaren sich Irbisse, die zusammen mit anderen Feliden in Raubtierhäusern gehalten werden, überwiegend nachts.

Von den bisher in dieser Hinsicht näher untersuchten Arten weist das Lautrepertoire des Irbis während der Paarung die größte Ähnlichkeit mit dem des Tigers auf (PETERS 1978). So besitzen auch Tiger-♂♂ einen lauten, langgedehnten klanghaften Paarungsschrei, der nach unseren Beobachtungen bei den drei übrigen Arten der Gattung *Panthera* in dieser Form nicht vorkommt. ♂♂ von Jaguar, Leopard und Löwe äußern gegen Ende der Kopulation einige abgehackt und gurgelnd klingende Mauzlaute mittlerer Lautstärke (PETERS 1978).

Der Paarungsschrei der Irbis-♂♂, wie auch der der anderen Felidenarten, die eine solche Lautform besitzen, ist wohl als Orgasmuslaut aufzufassen. Die Lautäußerung setzt wahrscheinlich im Moment der Ejakulation ein. Ob der Samenerguß sich allerdings über die gesamte Dauer des Paarungsschreis hinzieht, ist nicht geklärt. Fraglich bleibt in diesem Zusammenhang, wodurch der Paarungsschrei bei Irbis-♀♀ ausgelöst wird, zumal ein entsprechendes Verhalten bisher von keiner anderen Felidenart bekannt ist. Die taktile Reizung der Vulva dürfte bei ♀♀, die Aufreiten und Beckenstöße als Elemente männlichen Kopulationsverhaltens gegenüber anderen ♀♀ zeigen, kaum stärker sein als bei der Immissio penis, so daß sie als auslösender Reiz für den Paarungsschrei bei ♀♀ wohl nicht in Frage kommt.

Strukturell leitet sich der Paarungsschrei mit großer Wahrscheinlichkeit vom Lautkontinuum Mauzen/Hauptruf (PETERS 1978) ab, innerhalb dessen er aber eindeutig durch seinen Aufbau abzugrenzen ist. Ob dieser Lautform der Irbis-♂♂ eine Funktion im Rahmen der intraspezifischen Verständigung zukommt, ist nicht zu entscheiden.

EATON (1978) sieht einen Zusammenhang zwischen der Kopulationshäufigkeit einer Felidenart und ihrer sozialen Organisation und ökologischen Stellung (Biologische Rangordnung, HEDIGER 1940) und diskutiert diese Vorstellungen für die Feliden auf dem Hintergrund einiger evolutionsbiologischer Hypothesen. Er ist der Auffassung, daß seine Hypothesen durch die Häufigkeit der Deckakte und einige andere Aspekte des Paarungsverhaltens mehrerer von ihm angeführter Arten bestätigt werden. Doch EATON (1978) und die von ihm zitierten Autoren haben aus relativ kurzen Beobachtungsphasen auf die Häufigkeit der Kopulationen während der gesamten Paarungsperiode extrapoliert. Die hier für den Irbis geschilderte Periodizität dürfte jedoch mit einiger Sicherheit auch für andere Felidenarten gelten. Somit kann die von EATON und anderen Autoren angewandte Methode zu weit von den wahren Verhältnissen abweichenden Ergebnissen führen. Bevor nicht die genaue zeitliche Verteilung der Deckakte bei den einzelnen Arten untersucht ist, kann der Parameter ‚Kopulationsfrequenz‘ daher nicht zur Prüfung derartiger Hypothesen herangezogen werden.

Vorerst erscheinen die Interpretationen von KLEIMAN und EISENBERG (1973) und KLEIMAN (1974) plausibel, wonach die relativ hohen Begattungsfrequenzen der Feliden eine Vor-

aussetzung zur Induktion der Ovulation sind. Spezielle stammesgeschichtliche Anpassungen in der Dauer der Paarungsperiode und auch weiteren Merkmalen des Paarungsverhaltens kommen bei verschiedenen Arten vor und müssen sicher auch im Zusammenhang mit der sozialen Organisation und der ökologischen Stellung der jeweiligen Art gesehen werden. Ein Beispiel dafür ist die Schwarzfußkatze (*Felis nigripes*) der Wüsten- und Halbwüstengebiete des südlichen Afrika (LEYHAUSEN und TONKIN 1966; SCHÜRER 1978 a, b).

Danksagung

Im Zoologischen Garten Zürich unterstützten uns der Direktor, Herr Dr. P. WEILENMANN, sowie die Herren Dr. C. R. SCHMIDT und P. EISENRING. Herr Professor Dr. P. LEYHAUSEN gab uns hilfreiche Anregungen, und Frau B. A. TONKIN half bei der Abfassung der englischen Textteile. Ihnen allen danken wir herzlich.

Zusammenfassung

Das Paarungsverhalten von 1,2 Irbissen (*Uncia uncia*) im Zoologischen Garten Zürich wurde untersucht, und die Ergebnisse werden mit Angaben in der Literatur verglichen. Die zeitliche Verteilung der Deckakte wurde durch eine kontinuierliche Tonbandaufzeichnung ermittelt, wenn direkte Beobachtung nicht möglich war. Dieses Verfahren wurde angewandt, weil Irbis-♂♂ am Ende jeder Kopulation einen für diesen Verhaltenszusammenhang typischen Laut großer Lautstärke äußern.

Deckakte sind zu Beginn der Rolligkeit der ♀♀ häufiger als gegen ihr Ende, und die Tiere paaren sich häufiger nachts als am Tage. Letzteres ist aber wahrscheinlich mitbedingt durch die Umstände der Zoonhaltung und die Scheu der Tiere. Paarungen sind nicht gleichmäßig über die Zeit verteilt; vielmehr wechseln Phasen mit mehreren Deckakten in schneller Abfolge mit solchen nur geringer oder gänzlich fehlender Paarungsaktivität.

Neben dem charakteristischen Paarungsschrei der Irbis-♂♂, der wahrscheinlich ein Orgasmuslaut ist, kommen während der Paarung noch weitere Lautäußerungen vor, die jedoch nicht auf diesen Verhaltenszusammenhang beschränkt sind. Beide Partner können das Prusten äußern, und ♀♀ bilden regelmäßig eine Lautform aus, die in wechselnder Überlagerung aus Grollen, Knurren und Fauchen gebildet ist. Während das Prusten ein Beschwichtigungslaut ist, haben die Lautäußerungen der ♀♀ eindeutig agonistischen Charakter.

Vereinzelt wurde der Paarungsschrei auch bei ♀♀ beobachtet, wenn diese gegenüber anderen weiblichen Tieren männliches Paarungsverhalten mit Aufreiten, Beckenstößen und Nackenbiß zeigten.

Da eine ähnliche zeitliche Verteilung der Deckakte wie beim Irbis auch bei anderen Feliden gegeben ist, unterliegen Angaben zur Paarungshäufigkeit verschiedener Arten dieser Familie, die auf im Vergleich mit der gesamten Paarungsperiode relativ kurzen Beobachtungsphasen beruhen, einiger Ungenauigkeit.

Literatur

- ANTONIUS, O. (1939): Über Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. Z. Tierpsychol. 3, 263–278.
- (1943): Nachtrag zu ‚Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren‘. Z. Tierpsychol. 5, 38–42.
- EATON, R. L. (1974): The biology and social behavior of reproduction in the lion. In: The World's Cats. Vol. 2. Ed. by R. L. EATON. Seattle: Unimark Publ. Comp., 3–58.
- (1977): Reproductive biology of the leopard. Zool. Garten 47, 329–351.
- (1978): Why some felids copulate so much: a model for the evolution of copulation frequency. Carnivore 1, 42–51.
- EATON, R. L.; VELANDER, K. A. (1977): Reproduction in the puma: biology, behavior and ontogeny. In: The World's Cats. Vol. 3(3). Ed. by R. L. EATON. Seattle: Carnivore Research Institute, 45–70.
- ELOFF, F. C. (1973): Ecology and behavior of the Kalahari lion. In: The World's Cats. Vol. 1. Ed. by R. L. EATON. Winston: World Wildlife Safari, 90–126.
- FREEMAN, H. E. (1975): A preliminary study of the behaviour of captive snow leopards, *Panthera uncia*. Int. Zoo Yb. 15, 217–222.
- FRUEH, R. J. (1968): A note on breeding snow leopards (*Panthera uncia*) at St. Louis Zoo. Int. Zoo Yb. 8, 74–76.
- HEDIGER, H. (1940): Zum Begriff der biologischen Rangordnung. Rev. Suisse Zool. 47, 135–143.
- (1965): Environmental factors influencing reproduction of zoo animals. In: Sex and Behavior. Ed. by F. A. BEACH. New York: J. Wiley and Sons, 319–354.
- KLEIMAN, D. G. (1974): The estrous cycle in the tiger. In: The World's Cats. Vol. 2. Ed. by R. L. EATON. Seattle: Unimark Publ. Comp., 60–76.
- KLEIMAN, D. G.; EISENBERG, J. F. (1973): Comparison of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. Anim. Behav. 21, 637–659.

- KOIVISTO, I.; WAHLBERG, C.; MUROONEN, P. (1977): Breeding the snow leopard, *Panthera uncia*, at Helsinki Zoo 1967–1976. *Int. Zoo Yb.* 17, 39–44.
- KÜHME, W. (1966): Beobachtungen zur Soziologie des Löwen in der Serengeti-Steppe Ostafrikas. *Z. Säugetierkunde* 31, 205–213.
- LANIER, D. L.; DEWSBURY, D. A. (1976): A quantitative study of copulatory behaviour of large Felidae. *Behav. Processes* 1, 327–333.
- LEYHAUSEN, P. (1979): Katzen, eine Verhaltenskunde. 5. Aufl. Berlin und Hamburg: Paul Parey.
- LEYHAUSEN, P.; TONKIN, B. (1966): Breeding the blackfooted cat in captivity. *Int. Zoo Yb.* 6, 178–182.
- PETERS, G. (1978): Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae). *Spixiana*, Suppl. 1, 1–206.
- PRESCOTT, R. G. W. (1970): Mounting behaviour in the female cat. *Nature* 228, 1106–1107.
- RESCHKE, B. (1960): Untersuchungen zur Lautgebung der Feliden. *Zool. Inst. d. Humboldt-Univ. Berlin*, Dipl. Arbeit (unveröffentl.).
- RUDNAL, J. A. (1973): *The Social Life of the Lion*. Baltimore: Univ. Park Press.
- SANKHALA, K. S. (1967): Breeding behaviour of the tiger, *Panthera tigris*, in Rajasthan. *Int. Zoo Yb.* 7, 133–147.
- (1978): *Tiger*. London: W. Collins Sons.
- SCHALLER, G. B. (1972): *The Serengeti Lion*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- (1977): *Mountain Monarchs*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- SCHÜRER, U. (1978a): Breeding black-footed cats in captivity. *Carnivore* 1, 109–111.
- (1978b): Haltung und Zucht von Schwarzfußkatzen, *Felis nigripes* Burchell, 1822. *Zool. Garten* 48, 385–400.
- WEILENMANN, P. (1978): First experiences in keeping snow leopards in the Zurich Zoo. In: *International Pedigree Book of Snow Leopards, Panthera uncia*. Vol. 1. Ed. by L. BLOMQVIST. Helsinki Zoo, 35–43.
- WITT, K. F. (1978): Activity cycles and reproductive behavior in the snow leopard (*Uncia uncia*). In: *Applied Behavioral Research at the Woodland Park Zoological Gardens 1977*. Ed. by C. CROCKETT and M. HUTCHINS. Seattle: Pika Press, 289–310.

Anschriften der Verfasser: Dr. INGO RIEGER, Zoologischer Garten Zürich, Zürichbergstr. 221, CH-8044 Zürich; Dr. GUSTAV PETERS, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1

Contact between formerly allopatric subspecies of Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) owing to vegetation changes in Tsavo National Park, Kenya

By W. LEUTHOLD

Receipt of Ms. 2. 4. 1980

Abstract

Studied was range expansion of *Gazella granti petersi* Günther, 1884, in Tsavo East National Park, Kenya, induced by extensive transformation of original *Acacia-Commiphora* woodlands into grass-dominated vegetation types. This, and probably a concurrent range expansion of *G. g. serengetae* Heller, 1913, in Tsavo West National Park resulted in occasional contacts between individuals of the two morphologically distinct subspecies of Grant's gazelle, which were formerly separated by a broad belt of unsuitable habitat.

Introduction

Because of considerable variations in coat colour and horn shape Grant's gazelle (*Gazella granti* Brooke, 1872) has been subdivided into at least nine subspecies (GENTRY 1971). However, few of these are clearly recognizable in the field, and their ranges are but poorly known